

第九章 数量遗传——1

第一节 数量性状的特征

第二节 数量性状遗传的多基因假说

第三节 数量性状遗传研究的基本统计方法

第四节 遗传率的估算及其应用

YI
I
C
H
H
U
A
N

第一节

数量性状的特征

● 质量性状与数量性状

○ 质量性状 (**qualitative character**) : 表现不连续变异的性状。如红花、白花。

○ 数量性状 (**quantitative character**) : 表现连续变异的性状。

●数量性状的特征

○数量性状的变异表现为连续的，杂交后的分离世代不能明确分组。

如水稻、小麦植株的高矮、生育期长短，产量高低等。

数量性状与质量性状区别

质量性状

非连续性

显性

相对性状分离

不敏感

基因少,效应明显

存在显隐性

群体小,世代数少

用分组描述

数量性状

连续性

连续性(中亲值或有偏向)

连续性(正态分布)

易受环境条件影响

产生变异

微效多基因控制

作用相等,累加

群体大,世代数多

采用统计方法

1. 变异

F1

F2

2. 对环境
的效应

3. 控制性状的
基因及
效应

4. 研究方法

●数量性状的特征

○数量性状一般容易受环境条件的影响而发生变异，这种变异是不遗传。

数量性状举例：

玉米果穗长度不同的两个品系杂交， F_1 的穗长介于两亲本之间，呈中间型； F_2 出现连续变异，不易分组，即使 P_1 、 P_2 （纯合）也呈连续分布（表5-1，图5-1）

● 质量性状和数量性状的划分不是绝对，同一性状在不同亲本的杂交组合中可能表现不同。

举例：植株的高度是一个数量性状，但在有些杂交组合中，高株和矮株却表现为简单的质量性状遗传。

数量性状与质量性状区别

质量性状

非连续性

显性

相对性状分离

不敏感

基因少,效应明显

存在显隐性

群体小,世代数少

用分组描述

数量性状

连续性

连续性(中亲值或有偏向)

连续性(正态分布)

易受环境条件影响

产生变异

微效多基因控制

作用相等,累加

群体大,世代数多

采用统计方法

1. 变异

F1

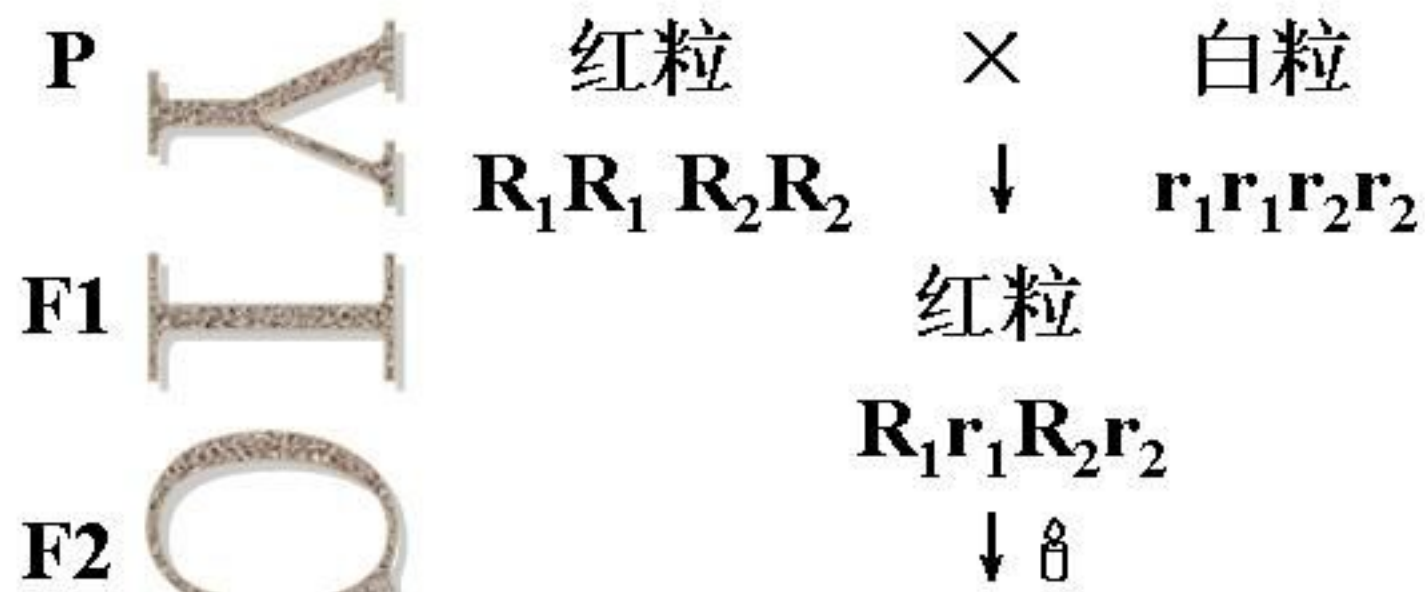
F2

2. 对环境
的效应

3. 控制性状的
基因及
效应

4. 研究方法

(1) 小麦子粒颜色受两对重叠基因决定的遗传动态



表现型类别	红 色				白色
	深红	中深红	中红	浅红	
表现型比例	1	4	6	4	1
红粒有效基因数	4R	3R	2R	1R	0R
基因型	$1R_1R_1R_2R_2$	$2R_1R_1R_2r_2$ $2R_1r_1R_2R_2$	$1R_1R_1r_2r_2$ $4R_1r_1R_2r_2$ $1r_1r_1R_2R_2$	$2R_1r_1r_2r_2$ $2r_1r_1R_2r_2$	$r_1r_1r_2r_2$
红粒：白粒	15：1				

(2) 受三对重叠基因决定时的遗传动态

表5-1 玉米穗长的平均数和标准差

频 长 世率f 度 代	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	N	X	S	V
短穗亲本 (No.60)	4	21	24	8														57	6.632	0.816	0.666
长穗亲本 (No.54)								3	11	12	15	26	15	10	7	2		101	16.3802	1.887	3.561
F1					1	12	12	14	17	9	4							69	12.116	1.519	2.307
F2		1	10	19	26	47	73	68	68	25	15	9	1					401	12.888	2.252	5.072



第二节 数量性状遗传的多基因假说

一、多基因假说

二、数量性状的分析

三、其他相关概念

一、多基因假说

1908年Nilson-Ehle提出多基因假说

(multiple-factor hypothesis)，具体内容

有：

○决定数量性状的基因数目很多

○各基因的效应相等

○各个等位基因的表现为不完全显性

或无显性，或表现为增效和减效作用

○各基因的作用是累加性的。

二、数量性状的分析

○ 举例：小麦子粒颜色的遗传

(1) 受两对重叠基因决定时的遗传动态

(2) 受两对以上重叠基因决定时的遗传动态

○ 数量性状分析

由于F1能够产生具有等数的R和r的雄配子和雌配子，所以当某性状由一对基因决定时，F1可以产生同等数目的雄配子（ $1/2R+1/2r$ ）和雌配子（ $1/2R+1/2r$ ），♀♂配子受精后，得F2表现型频率为：



$$(1/2R+1/2r)^2 = 1/4RR + 2/4Rr + 1/4r$$

2R 1R 0R

因此，当某性状由n对独立基因决定时，则F2的表现型频率为：

$$(1/2R+1/2r)^2 (1/2R+1/2r)^2 (1/2R+1/2r)^2 \dots$$

即 $(1/2R+1/2r)^{2n}$

$$= (1/2R)^{2n} + 2n(1/2R)^{2n-1}(1/2r) + \dots$$

$$+ (2n)!/[r!(2n-r)!](1/2R)^r(1/2r)^{2n-r} + \dots$$

$$+ (1/2r)^{2n}$$

实例1 当n=2时

$$(1/2R+1/2r)^{2 \times 2}$$

$$=1/16+4/16+6/16+4/16+1/16$$

4R 3R 2R 1R 0R

实例2 当n=3

$$(1/2R+1/2r)^{2 \times 3}$$

$$=1/64+6/64+15/64+20/64+15/64+6/64+1/64$$

6R 5R 4R 3R 2R 1R 0R

以上的分析与实得结果完全一致。

第二节 数量性 状遗传 的多基 因假说

一、多 基因假 说

二、数 量性 状的 分析

三、其 他相 关概 念

数量性状由多基因决定，而且受到环

境的作用，使遗传和不遗传的变异混在

一起，不易区别开来。所以，对数量性

状的研究，一定要采用统计学的分析方

法。

三、其他有关一些概念

- **微效多基因 (Polygene) 或微效基因 (minorgene)**

这是专门用来表述控制数量性状的基因，与控制质量性状的基因相区别。

● 修饰基因 (modifying factors)

是指有少数

举例

n对 牛的毛色花斑是由一对隐性基因控制

的,

微小 但花斑的大小则是一组修饰基因影响主基
型的作用, 因的结果。工称

为修饰基因。

●超亲遗传

杂种后代在某个（些）性状的度
量值超过双亲。

这种现象可用多基因假说来解
释。详见“杂种优势利用”。

第三节 数量性状遗传研究的基本统计方法

●平均数 (mean)

通常是应用算术平均数，即把全部资料中各个观察的数据总加起来，然后用观察总个数除之。所得的商就是平均数。

$$\bar{X} = \sum X/n$$

●方差 (Variance) 和标准差 (standard deviation)

方差是用以表示一组资料的分散程度或离中性，使方差（或称变量）开方即等于标准差，它们是全部观察数偏离平均数的重要参数，**方差或标准差愈大，表示这个资料的变异程度愈大，也说明平均数n代表性愈小。**

标准差 $S = \sqrt{\sum (x - \bar{x})^2 / (n - 1)}$ (n > 30时, n - 1 ≈ n)

方差 $V = \sum (x - \bar{x})^2 / (n - 1)$
 $= [\sum x^2 - (\sum x)^2 / n] / (n - 1)$

第四节 遗传率的估算及其应用

- 一、广义遗传率的概念
- 二、广义遗传率的估算方法
- 三、狭义遗传率的估算方法
- 四、遗传率在育种上的应用

一、广义遗传率

1. 表现型值、基因型值和环境型值

●表现型值：某性状表现型的数值，用**P**表示

●基因型值：性状表达中由基因型所决定的数值，用**G**表示

●环境型值：表现型值与基因型值之差，用**E**表示

三者关系

$$P=G+E$$

2. 广义遗传率的定义及公式推导

●定义：遗传方差占总方差的比值，通常以百分数表示

$$\begin{aligned}h^2_B(\text{广义遗传率}) &= \text{遗传方差} / \text{总方差} \times 100\% \\ &= V_G / (V_G + V_E) \times 100\%\end{aligned}$$

●推导：

令 \bar{P} 、 \bar{G} 和 \bar{E} 分别表示 P （表现型值）、 G （基因型值）和 E （环境值）的平均数。

那么上式 $P=G+E$ 各项的方差可以推算如下：

$$\begin{aligned}\sum (P-\bar{P})^2 &= \sum [(G+E)-(\bar{G}+\bar{E})]^2 \\ &= \sum (G-\bar{G})^2 + \sum (E-\bar{E})^2 + 2\sum (G-\bar{G})(E-\bar{E})\end{aligned}$$

如果基因型与环境之间没有相互关系, 则

$$2\sum (G-\bar{G})(E-\bar{E})=0$$

那么 $\sum (P-\bar{P})^2 = \sum (G-\bar{G})^2 + \sum (E-\bar{E})^2$

↓ 除以 n

$$\sum (P-\bar{P})^2 / n = \sum (G-\bar{G})^2 / n + \sum (E-\bar{E})^2 / n$$

$$V_P = V_G + V_E$$

2009-5-12

$$h^2_B = V_G / (V_G + V_E) \times 100\% = V_G / V_P \times 100\%$$

26

3. 遗传率的意义

从上式可以看出，遗传方差越大，占总方差的比重愈大，求得的遗传率数值愈大，说明这个性状传递给子代的传递能力就愈强，受环境的影响也就较小。这样，亲本性状在子代中将有较多的机会表现出来，选择的把握性就大。反之，则小，所以遗传率的大小可以作为衡量亲代和子代之间遗传关系的标准。

二、广义遗传率的估算方法

$$h^2_B = V_G / (V_G + V_E) \times 100\%$$

$$V_P = V_G + V_E \quad V_G = V_P - V_E$$

V_P (总方差) = F_2 的表型方差

$$\begin{aligned} V_E \text{ (环境方差)} &= V_{F1} = 1/2(V_{P1} + V_{P2}) \\ &= 1/3(V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} h^2_B &= V_G / V_{F2} \times 100\% = (V_{F2} - V_{F1}) / V_{F2} \times 100\% \\ &= [V_{F2} - 1/3(V_{F1} + V_{P1} + V_{P2})] / V_{F2} \times 100\% \\ &= [V_{F2} - 1/2(V_{P1} + V_{P2})] / V_{F2} \times 100\% \end{aligned}$$

举例：玉米穗长试验，从表5-1计算得F₂的方差

$$V_{F_2} = 5.072, V_{F_1} = 2.037, V_{P_1} = 0.666, V_{P_2} = 3.561$$

代入上式得

$$\begin{aligned} h_{2B} &= V_G / V_{F_2} \times 100\% = (V_{F_2} - V_{F_1}) / V_{F_2} \times 100\% \\ &= (5.072 - 2.307) / 5.072 \times 100\% = 54\% \end{aligned}$$

$$\text{或} = [V_{F_2} - 1/2(V_{P_1} + V_{P_2})] / V_{F_2} \times 100\%$$

$$= [5.072 - 1/2(0.666 + 3.561)] / 5.072 \times 100\%$$

$$= 58\%$$

三、狭义遗传率的定义及计算公式

1. 基因作用的分解

从基因作用来分析,基因型方差可以

进一步分解为三个组成部分:

基因相加方差(或称加性方差 V_A)

显性偏差方差(或称显性方差 V_D)

上位性作用方差(或称上位性方差 V_I)

第四节
遗传率的
估算及其
应用

一、广义
遗传率的
概念

二、广义
遗传的估
算方法

三、狭义
遗传率的
估算方法

四、遗传
率在育种
上的应用

○加性方差(V_A): 等位基因间和非等位基因间的累加作用引起的变异量 $A=1$ $B=2$ $A+B=3$

○显性方差(V_D): 等位基因间相互作用引起的变异量 $Aa=0.5$ $Bb=1$

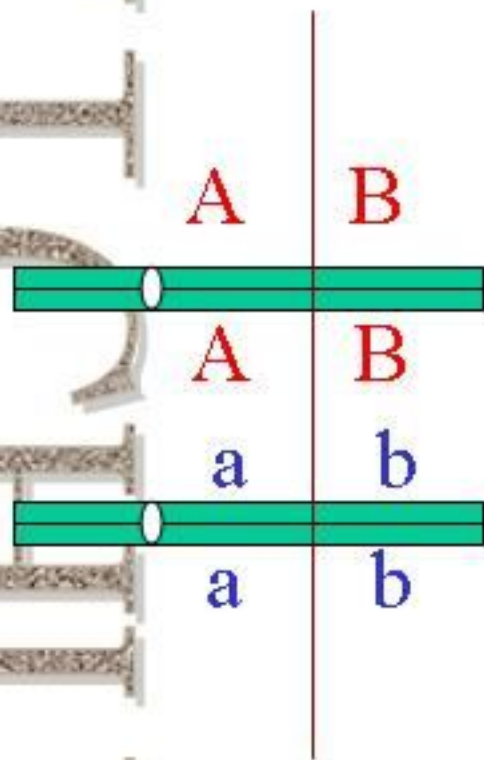
○上位性方差(V_I): 非等位基因间的相互作用引起的变异量 $Aa+Bb=2$

所以
$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

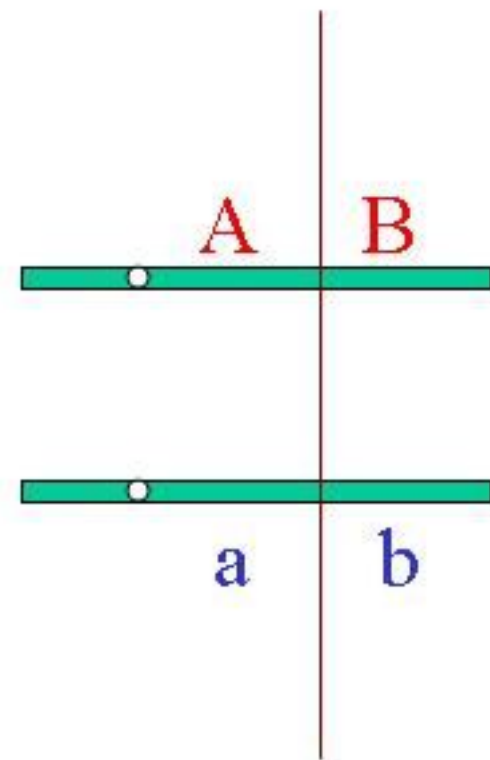
$$V_P = (V_A + V_D + V_I) + V_E$$

加性方差(V_A)是可固定的遗传变异量,可在上下代间传递,而另两种 V_D 和 V_I 则不能固定。

Y
H
C
H
U
Y



同源染色体



后期（有丝分裂）
后期II（减数分裂）

A和a称为等位基因

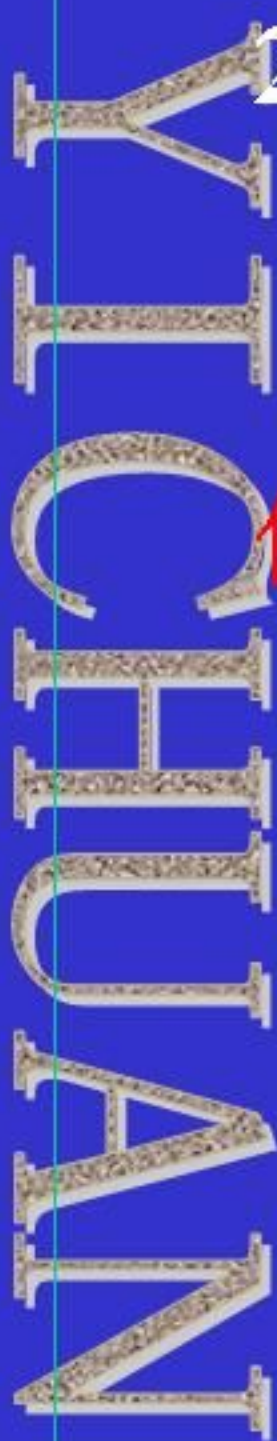
B和b称为等位基因

A(a)和B(b)称为非等位基因

加性效应 = $A + a + B + b = 1 + 0 + 1 + 0 = 2$

显性效应 = $Aa + Bb = 0.2 + 0.3 = 0.5$

上位性效应 = $(Aa) \times (Bb) = 0.2 \times 0.3 = 0.06$



2. 狭义遗传率的定义及计算公式

基因加性方差占表现型总方差的比
值，称为狭义遗传率 (h^2_N)

h^2_N (狭义遗传率)

=基因加性方差/总方差 $\times 100\%$

= $V_A/V_P \times 100\%$

= $V_A / (V_G + V_E)$

= $V_A / [(V_A + V_D + V_I) + V_E]$

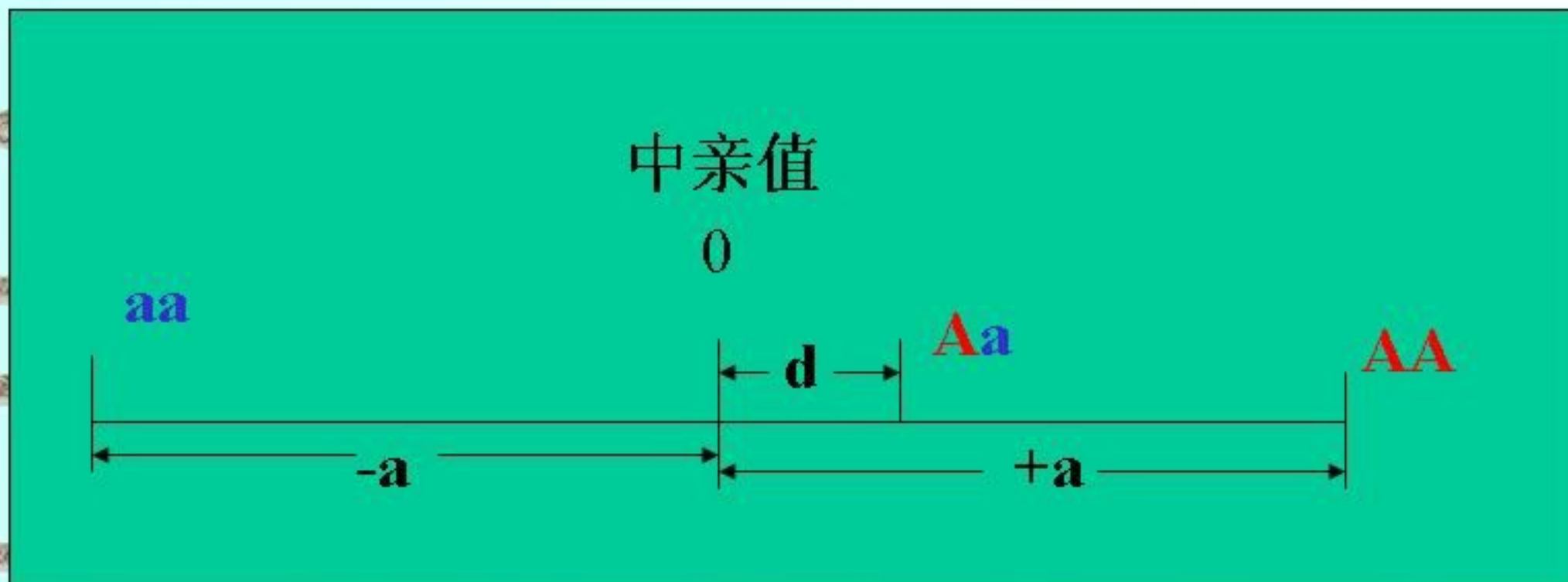
第四节 遗传率的 估算及其 应用

一、广义 遗传率的 概念

二、广义 遗传的估 算方法

三、狭义 遗传率的 估算方法

四、遗传 率在育种 上的应用



● $+a$ 表示中亲值正向的基因型加性假定的理论值，即AA的加性效应

$-a$ 表示中亲值负向的基因型加性假定的理论值，即aa的加性效应

d 表示由显性作用的影响所引起的与中亲值的偏差，即Aa的显性偏性

第四节 遗传率的 估算及其 应用

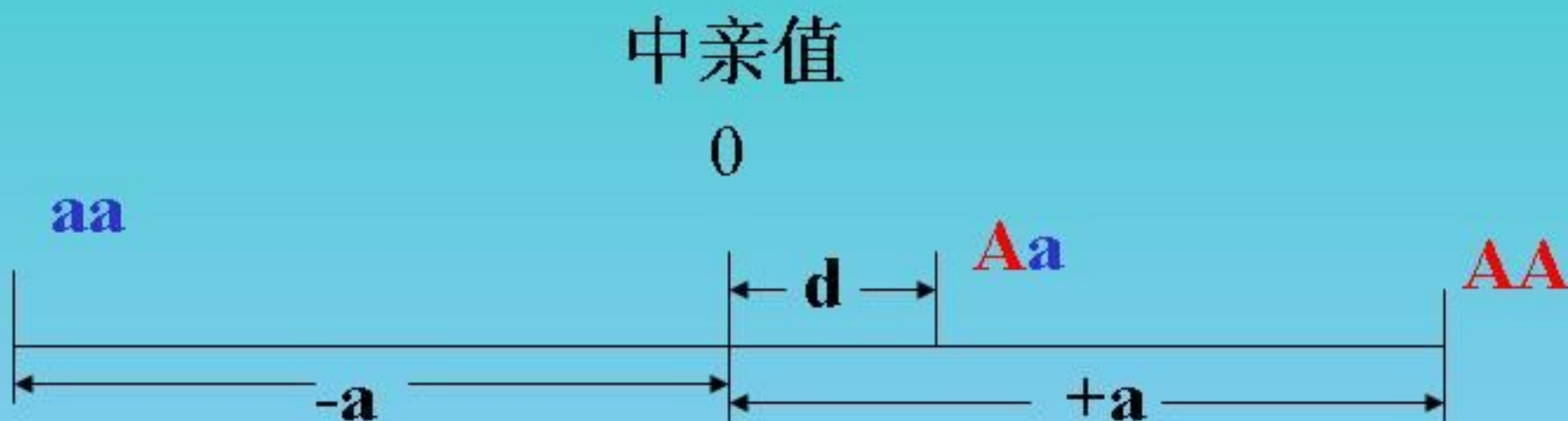
一、广义 遗传率的 概念

二、广义 遗传的估 算方法

三、狭义 遗传率的 估算方法

四、遗传 率在育种 上的应用

Y
I
C
H
U
A
N



第四节
遗传率的
估算及其
应用

一、广义
遗传率的
概念

二、广义
遗传的估
算方法

三、狭义
遗传率的
估算方法

四、遗传
率在育种
上的应用

$d=0$ 时, 不存在显性偏差, Aa 为加性效应

$d < |a|$, 存在部分显性

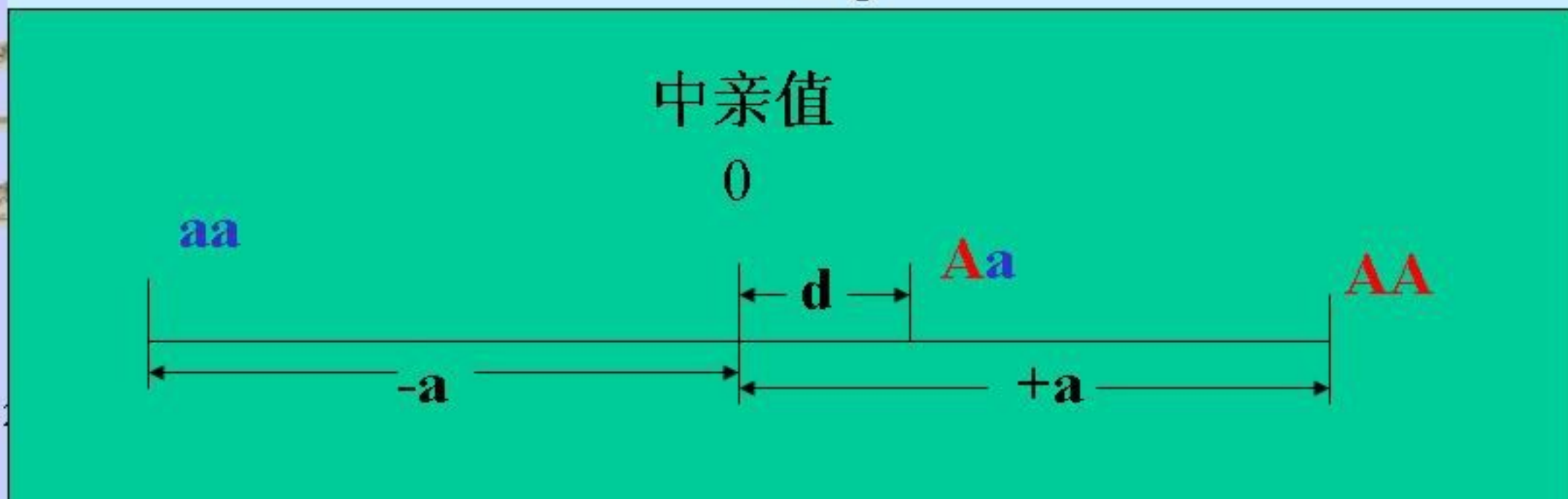
$d = |a|$, Aa 为完全显性

$d > |a|$, Aa 为超显性

中亲值: 两亲本的中间值, 其值

$$= [a + (-a)] / 2$$

$$= 0$$



f: 为频率, n=1, x: 理论值

$$V_{F_2} = [\sum fx^2 - (\sum fx)^2] / n = (1/2)a^2 + (1/2)d^2 - (1/4)a^2 \\ = 1/2a^2 + 1/4d^2$$

计算F₂方差

1/4AA: 1/2Aa: 1/4aa

群体平均理论值 $\bar{X} = 1/4a + 1/2d + 1/4(-a) = 1/2d$

● F₂遗传方差计算

表5-2 F₂的基因型理论值及遗传方差的估算

	f	x	fx	fx²
AA	1/4	a	1/4a	1/4a²
Aa	1/2	d	1/2d	1/2d²
aa	1/4	-a	-1/4a	1/4a²
合计	n=1		∑ fx=1/2d	∑ fx²=1/2a²+1/2d²

f: 为频率, n=1, x: 理论值

$$V_{F2} = [\sum fx^2 - (\sum fx)^2 / n] / n = (1/2)a^2 + (1/2)d^2 - (1/4)d^2$$

进一步考虑环境方差则得

$$V_{F2} = (1/2)V_A + (1/4)V_D + V_E \dots \dots \dots \textcircled{1}$$

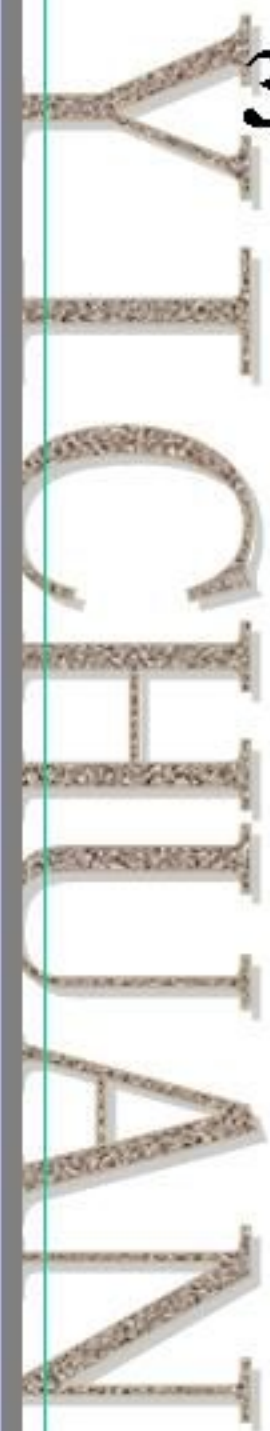
各基因加性

各基因显性偏差方差的总和

效应方差的总和

进一步考虑环境方差则得

$$V_{F2} = (1/2)V_A + (1/4)V_D + V_E \dots \dots \dots \textcircled{1}$$



3. 回交一代遗传方差的估算

● 回交: 杂种后代与其两个亲本之一再
次杂交

● $Aa \times AA \dots \dots \dots B_1$



$(1/2) AA: (1/2) Aa$ 分离比例



$1/2a+1/2d$ 平均基因型理论值(\bar{x})

表5-3 B₁的平均基因型理论值及遗传方差的估算

	f	x	fx	fx²
AA	1/2	a	(1/2)a	(1/2)a²
Aa	1/2	d	(1/2)d	(1/2)d²
合计	n=1		1/2(a+d)	1/2(a²+d²)

回交一代(B₁)的遗传方差

$$\begin{aligned}
 (1/2)(a^2+d^2)-(1/4)(a+d)^2 &= (1/4)(a-d)^2 \\
 &= (1/4)(a^2-2ad+d^2)
 \end{aligned}$$

第四节
遗传率的
估算及其
应用

一、广义
遗传率的
概念

二、广义
遗传的估
算方法

三、狭义
遗传率的
估算方法

四、遗传
率在育种
上的应用

● $Aa \times aa \dots \dots B_2$

回交一代(B_2)的遗传方差

$$V_{B1} + V_{B2} = 1/2V_A + 1/2V_D + 2V_E \dots \dots (2)$$

$$= (1/4)(a^2 - 2ad + d^2) + (1/4)(a^2 + 2ad + d^2)$$

$$2V_{F2} = 2(1/2V_A + 1/4V_D + V_E) \dots \dots (1)$$

$$V_{B1} + V_{B2} = 1/2V_A + 1/2V_D + 2V_E \dots \dots (2)$$

(1)-(2)得(消去显性作用 and 环境的方差)

$$2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2}) = 1/2V_A$$

第四节 遗传率的 估算及其 应用

一、广义 遗传率的 概念

二、广义 遗传的估 算方法

三、狭义 遗传率的 估算方法

四、遗传 率在育种 上的应用

$$\begin{aligned} & 2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2}) \\ &= V_A + 1/2V_D + 2V_E - (1/2V_A + 1/2V_D + 2V_E) \\ &= (1/2)V_A \end{aligned}$$

所以 $h^2_N = [2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2})] / V_{F2} \times 100\%$

$$= 1/2V_A / [1/2V_A + 1/4V_D + V_E] \times 100\%$$

● 缺点:

- 当基因存在连锁和互作时, $h^2_N > h^2_B$
- 不能去掉上位性作用

举例:

表5-5 小麦抽穗期及表现型方差

世代	平均抽穗日期 (从某一选定日期开始)	表现型方差 (实验值)
P1(红玉3号)(Ramona)	13.0	11.04
P2(红玉7号)(Baart)	27.6	10.32
F1	18.5	5.24
F2	21.2	40.35
B1	15.6	17.35
B2	23.4	24.29

表5-6 小麦基因加性方差的估算

项 目	方 差	实 得 值
① $2V_{F_2}$	$2(1/2)V_A + (1/4)V_D + V_E$	$40.35 \times 2 = 80.70$
② $V_{B_1} + V_{B_2}$	$(1/2)V_A + (1/2)V_D + 2V_E$	$17.35 + 34.29 = 51.64$
① - ②	$(1/2)V_A$	29.06

$$h^2_N = \frac{2V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})}{V_{F_2}} \times 100\%$$

$$= \frac{29.06}{40.35} \times 100\% = 72\%$$

四、遗传率在育种上的应用

(1) 不易受环境影响的性状的遗传率比较高，易受环境影响的性状则较低。

(2) 变异系数小的性状的遗传率高，变异系数大的则较低。

(3) 质量性状一般比数量性状有较高的遗传率。

四、遗传率在育种上的应用

(4) 性状差距大的两个亲本的杂种后代，一般表现较高的遗传率。

(5) 遗传率并不是一个固定数值，对自花授粉植物来说，它因杂种世代推移而有逐渐升高和趋势。

表5-7 几种主要作物遗传率的估算资料 (%)

性 状 物	子粒产量	株 高	穗 数	穗 长	每穗粒数	千粒重
水 稻		52.6-85.9	10-84	57.2-69.1	55.6-75.7	83.7-99.7
小 麦		51.0-68.6	12.0-27.2	60.0-78.9	40.3-42.6	36.3-67.1
大 麦	43.9-50.7	44.4-74.6	23.6-29.5			21.2-38.5
玉 米	15.5-29	42.6-70.1		13.4-17.3		

● 指导直接选择

● 间接选择